ChinaXiv合作期刊

ChinaXiv:202308.00246v1

DOI:10.11931/guihaia.gxzw202210049

浙江龙王山森林群落物种多度分布特征及其与海拔的关系

刘金亮[1*]， 刘维勇[1]， 金姗姗[2]， 杨中杰[3]， 鲁益飞[4]， 张爱英[3]， 于明坚[4]

（1. 温州大学 生命与环境科学学院，浙江 温州 325035；2. 浙江省测绘科学技术研究院，杭州 311110；3. 中国计量大学 生命科学学院，杭州 310018；4. 浙江大学 生命科学学院，杭州 310058）

摘要：虽然大量的研究已利用模型拟合的方法对植物群落的物种多度分布（SAD）进行了不同的数学模型拟合，但对于 SAD 形状（曲线的偏斜度）如何在环境梯度上连续变化的研究仍然不足。尤其对于森林群落而言，同一地区不同植被类型群落 SAD 的模型拟合和形状变化是否一致，仍无明确的结论。该研究针对安吉小鲵国家级自然保护区中分布的主要森林植被类型，利用样方调查法，记录了28 个 20 m × 20 m 样方中的物种组成及其个体多度。通过利用对数级数和对数正态模型对样方中的 SAD 曲线进行拟合，进而选择最优模型，并且利用 Gambin 模型中的α值和 Weibull 模型中的η值反映 SAD 的形状，以及 Weibull 模型中λ值反映 SAD 的变化尺度（物种间个体多度的差异程度），分析海拔高度与 SAD 的形状和变化尺度之间的关系。结果表明：（1）该地区的森林群落物种多度分布主要符合对数级数模型。（2）当包含所有样方时，α值和η值与海拔高度无显著相关性，λ值与海拔具有显著的正相关关系。（3）针对不同的植被类型，常绿与落叶阔叶混交林中α值和η值与海拔高度间具有负相关关系，但在落叶阔叶林中λ值与海拔高度之间具有正相关关系，而α值和η值与海拔高度之间均无显著相关性。该研究结果表明，不同的植被类型 SAD 的形状变化与海拔之间的关系存在差异，说明海拔对不同植被类型中各物种多度分布的影响是不同的，如此，在关于植物群落的物种多度分布及其与影响因子关系的研究中，需要考虑区分不同的植被类型。

关键词： 亚热带森林，群落结构，物种多度分布，模型，植被类型，龙王山

中图分类号： Q948　　**文献标识：**A　　　文章编号：

Species abundance distribution of forest communities and its relationship with elevation in Longwangshan, Zhejiang

LIU Jinliang[1*], LIU Weiyong[1], JIN Shanshan[2], YANG Zhongjie[3], LU Yifei[4], ZHANG Aiying[3], YU Mingjian[4]

(1. *College of Life and Environmental Science,* Wenzhou University, Wenzhou 325035, Zhejiang, China; 2. *Zhejiang Academy of Surveying and Mapping,* Hangzhou 311110, China; 3. *College of Life Sciences, China Jiliang University,* Hangzhou 310018, China; 4. *College of Life Sciences, Zhejiang University,* Hangzhou 310058, China)

Abstract: Species abundance distribution (SAD) combines species richness with species abundance in a community and is an important indicator of community

---

基金项目：浙江省“尖兵”“领雁”研发攻关计划（2023C03137）；温州市科研项目（N2020005）；百山祖国家公园科学研究项目（2021KFLY10）。

第一作者：刘金亮（1989-），副教授，主要从事群落生态学和生物多样性保护等方面的研究工作，（E-mail）jinliang.liu@foxmail.com。

*通信作者

structure. Although many studies have applied mathematical models to fit the SADs of plant communities, there are still few studies on the changes in the shape of SAD (i.e., the skewness of the SAD curves) along the environmental gradient. Especially for forest communities, we are still unclear whether the model fitting and shape change of SADs are consistent in different vegetation types. Here, we set up 28 20 m × 20 m plots in the *Hynobius amjiensis* National Nature Reserve according to the main forest vegetation types in this region. The species composition and abundance of each species were surveyed in each plot. The logseries model and the lognormal model were fitted to the SAD in each plot, and then the best-fit model was selected based on the AICc. The α value in the Gambin model and the η value in the Weibull model were calculated to reflect the shape of SAD in each plot. The λ value in the Weibull model was calculated to reflect the scale of SAD (i.e., the range observed in abundance). The relationship between altitude and the shape and the scale of SAD was analyzed. The results were as follows: (1) The logseries model fitted the SAD better than the lognormal model. (2) When all plots were included, there was no significant correlation between the SAD shape (α and η) and altitude, but there was a significant positive correlation between the λ value and altitude. (3) There was a negative correlation between altitude and α and η value in the deciduous and evergreen broad-leaved forests, and there was a significant positive correlation between the α value and altitude in the deciduous broad-leaved forests. The results indicate that the model fitting and shape change of SADs along the environmental gradient are related to the vegetation types of the forest community. Therefore, it is necessary to consider the vegetation types when analyzing the changes in SAD shape in plant communities.

Key Words: Subtropical forests, community structure, species abundance distribution, models, vegetation types, Longwangshan

物种多度分布（species abundance distribution，SAD）自提出以来，关于物种多度分布模型的研究一直以来是生态学家感兴趣的话题之一（Fisher et al., 1943; Bazzaz, 1975; Magurran, 2005; Ulrich et al., 2022），并且在保护生物学、应用生物学和生物地理学等研究领域扩展（Matthews & Whittaker, 2015; Whittaker et al., 2017）。SAD 同时结合了群落中物种丰富度和物种相对多度等信息，是生态群落定量分析的重要工具，能够提供更多物种多度分布的信息（如常见种和非常见种的比例等）（McGill et al., 2007; Ulrich et al., 2010）。因此，分析 SAD 在理解群落构建过程、物种多样性保护和生物多样性管理等方面具有更重要的意义和应用价值。

一般而言，群落内的物种组成和多度受到扩散和定殖率、灭绝率、环境过滤或选择、物种形成等生态过程的影响（Vellend, 2016; 刘金亮和于明坚, 2019）。已有研究认为可以根据群落内 SAD 的形状所拟合的模型，能够反映上述中性过程和生态位过程等的影响（Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017; Wang et al., 2018）。在针对物种多度分布曲线模型拟合研究中，最广泛使用的为对数正态分布模型（lognormal model）（Sukhanov, 1991）和对数级数分布模型（logseries model）（Fisher et al., 1943）。在资源贫乏、环境不稳定的群落中，由于受到扩散过程和生态漂变等中性过程的影响，SAD 一般符合对数级数模型；而在资源丰富、环境相对稳定和成熟的群落中，由于主要受到种间相互作用和环境过滤等生态位过程的影响，该类群落的 SAD 一般符合对数正态模型（Ugland et al., 2007; Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017）。对于森林群落，受气候因子的影响将形成不同的森林植被类型，比如，常绿阔叶林群落主要分布在亚热带和热带等气温较高

ChinaXiv:202308.00246v1

ChinaXiv:202308.00246v1

和气候变化相对稳定的环境中，而落叶阔叶林主要分布在温度相对较低和气候变化较大的环境中。目前，虽然国内外已对何种模型能更好地拟合植物群落的 SAD 进行了大量理论研究（Ulrich et al., 2010），但尚未考虑不同森林植被型间的 SAD 的差异，主要针对某一个地区的某一种植被类型。例如，对数正态模型对长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局拟合效果最好（郭跃东等, 2021）；或在不同的空间尺度上探讨 SAD 的最优拟合模型，如程佳佳等（2011）发现不同模型对不同尺度上亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布拟合效果不同。但对于何种模型更能拟合何种植被类型的物种多度分布，尚未获得统一的认识，限制了我们对不同森林植被类型中物种多度分布差异及其驱动因子的理解。

通过利用 SAD 的最优拟合模型推测群落构建过程，长期以来存在争议，但随着 SAD 模型的进一步发展，关于 SAD 的研究已从前期模型拟合（Bazzaz, 1975; Ulrich et al., 2010），以及对生态位理论或随机过程的检验（Chisholm & Pacala, 2010; Matthews & Whittaker, 2014; Wang et al., 2018），逐渐转移到 SAD 在空间和时间上的形状变化及其影响因子的研究上（Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017; Whittaker et al., 2017; Ulrich et al., 2022）。如此，更深入地理解 SAD 形状的变化以及驱动 SAD 形状变化的背后机制，不仅具有理论意义，而且可能有助于生物多样性管理（Matthews & Whittaker, 2015）。然而，目前探讨影响植物群落 SAD 形状在空间尺度上的生态驱动因素的实证研究仍然较少。在全球尺度上，研究发现木本植物（Ulrich et al., 2018; Matthews et al., 2019）和旱地植物（Ulrich et al., 2016b）的 SAD 的形状显著受到气候变异性和环境选择作用。而海拔梯度通过对温度和湿度等气候因子的影响，是影响森林群落植被类型变化的关键驱动因子，也会显著影响森林群落的 SAD 形状变化（Arellano et al., 2017）。尤其，森林植被类型的分布受到海拔梯度的影响，例如在亚热带低海拔地区主要分布常绿阔叶林、常绿针叶林、常绿常绿针叶与阔叶混交林等，而在高海拔地区主要分布有落叶阔叶林等。但部分研究在分析海拔等影响因子与 SAD 形状之间的关系时，并未区分不同的植被类型（Ulrich et al., 2016b; Arellano et al., 2017），对于海拔高度如何影响不同植被类型中 SAD 形状的变化，尚缺乏系统研究。

本研究选择分布于亚热带浙江安吉小鲵国家级自然保护区内的落叶阔叶林、常绿针叶林和常绿与落叶阔叶混交林等植被类型，针对各植被类型设置森林固定监测样地，结合各样地中记录到的物种组成和个体多度数据，通过拟合对数级数模型和对数正态模型以及计算用以反映 SAD 的形状的模型参数，分析不同森林植被类型中 SAD 形状与样地所在海拔之间的关系，预期解决以下科学问题：（1）不同的森林植被类型中 SAD 的模型拟合是否一致；（2）亚热带森林群落 SAD 形状变化（曲线的偏斜度）与海拔高度之间的关系如何，以及在不同森林植被类型中是否存在差异。

1　材料方法

1.1　研究区概况

浙江安吉小鲵国家级自然保护区（119°23′48″—119°26′38″ E、30°22′32″—30°25′12″ N），原为安吉龙王山省级级自然保护区，位于浙江省北部的安吉县境内，处于中国东部中亚热带北缘地带，与天目山国家级自然保护区毗邻，是长三角地区生物多样性最丰富的地区之一。最高峰海拔 1 587.4 m，气候垂直变化明显，植被垂直分布明显，沿海拔梯度形成了比较完整的自然植被类型，主要以栎类为常见种的落叶阔叶林、常绿与落叶阔叶混交林为主；另外，也存在

ChinaXiv合作期刊

部分以小叶青冈（*Quercus gracilis*）、褐叶青冈（*Q. stewardiana*）等为常见种的中山地带常绿阔叶林，以及以黄山松（*Pinus taiwanensis*）等为主的常绿针叶林和常绿针叶与阔叶混交林等。保护区属亚热带海洋性季风气候，年均温 15.5 ℃，年极端最高温 39.9 ℃，极端最低温-11.7 ℃，无霜期 225 d。年平均降水量 1 640 mm，主要集中在 6—7 月份（徐建等, 2014）。

1.2 样地设置和调查方法

选择安吉小鲵国家级自然保护区内分布的主要森林植被类型，为保证各植被类型在海拔梯度上取样的充分性，由低海拔到最高海拔，根据各植被类型的分布均匀设置样方，共设置 28 个 20 m × 20 m 大小的森林固定监测样地（表 1）。采用激光测距仪和罗盘仪进行样方的标定，并在样方的 4 个角用水泥桩做永久标记，建成森林固定监测样地。每个 20 m × 20 m 的样地分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方，以 5 m × 5 m 小样方为基本单元，定位并挂牌标记里面所有胸径≥1 cm 的木本植物个体，记录物种名、胸径、高度和生长状况等信息。参考郭柯等（2020）对植被类型划分方法，利用样方内调查到物种的重要值大小和生活型，将调查到的森林植被类型划分为常绿阔叶林（evergreen broad-leaved forest，EBLF）、常绿与落叶阔叶混交林（mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest，EDBLF）、常绿针叶林（evergreen coniferous forest，ENF）、常绿针叶与阔叶混交林（evergreen mixed coniferous and broad-leaved forest，ECBLF）、常绿针叶与落叶阔叶混交林、落叶阔叶林（broadleaved deciduous forest，BDF）、落叶针叶林（deciduous coniferous forest，DCF），其中，各植被类型分别包含 1、5、6、2、1、12、1 个样方（附表 1）。

1.3 环境因子测量

利用用手持 GPS 仪在样方的中心位置处测量每个样方所在经纬度，并测量海拔高度，并测量了每样样方所在的坡位和坡向等信息。

1.4 统计分析

利用非参数检验（Mann-Whitney 检验）方法，分析不同植被类型间物种数的差异。

对样方内所有调查到的胸径≥1 cm 的木本植物进行计数，获得每个物种的多度，并对样方内的物种按照多度水平从高到低排序，可获得物种-多度曲线图（即 Whittaker 图）（Whittaker, 1965）。结合物种-多度曲线可用于后续 SAD 模型的拟合分析。

为回答不同的森林植被类型中 SAD 的模型拟合是否一致这一科学问题，在 Whittaker 图中，已有多个模型可以用来拟合物种多度分布，该研究中选取最常用的两个模型，即对数正态模型（Sukhanov, 1991）和对数级数模型（Fisher et al., 1943），分别拟合每个样方中的物种-多度分布曲线（程佳佳等, 2011）。具体模型如下：

对数正态模型：$A_i = e^{\log(u)+\log(\delta)N}$ （i=1, 2, 3, …） （1），

对数级数模型：$E_n = \alpha X^n/n$ （n = 1, 2, 3, …） （2），

S/N=[-ln(1-X)][(1-X)/X] （3），

α= N(1-X)/X （4），

其中，对数正态模型中，μ和δ分别表示正态分布的均值和方差，N 表示正态偏差，A_i 表示样方中第 i 个种的多度 A_i；对数级数模型中，E_n 表示样方中第 n 个物种的多度 E_n，α和 X 为参数，分别有（3）和（4）获得，S 为样方中的总物种数，N 为样方中总个体数。

ChinaXiv:202308.00246v1

为分析物种多度分布数据对对数级数和对数正态分布的拟合效果，采用对小样本进行修正的赤池信息量准则（Akaike's Information Criteria, AICc）选择最优拟合模型（Burnham & Anderson, 2002）。当两模型进行比较时，具有最小的 AICc 值的模型为该多度数据分布的最优拟合模型。

该研究中为了解决 SAD 形状变化（曲线的偏斜度）与海拔高度之间的关系，首先通过采用模型拟合的方法，利用Gambin模型和Weibull模型中可以反映SAD曲线的偏斜度和物种多度差异程度的参数表示SAD的形状。利用R软件"gambin"包中的"*fit_abundances()*"命令对每个样方中的 SAD 拟合 Gambin 模型（Matthews et al., 2014），并计算该模型中可以反映曲线偏斜度的参数α值。Gambin 模型结合了伽马分布中的二项取样方法（Ugland et al., 2007），该模型对于不同的数据均有很好的拟合效果，并且该模型提供的α参数，可以很好的反映所拟合曲线的形状（Matthews et al., 2014; Matthews et al., 2018）。一般，当α值越大，表示 SAD 趋向于对数正态分布，而α值越小，SAD 曲线越趋向于对数级数分布，此时 SAD 曲线的偏斜程度越大，偶见种（样地内个体相对多度和出现频率较低的物种）比例大，常见种（样地内个体相对多度高且出现频率较高的物种）比例小（Ugland et al., 2007）。另外，我们也同时使用另一个常用于 SAD 的 Weibull 模型中的参数（η和λ）反映 SAD 形状。利用 "sads"包中的 "*fitsad( )*" 命令拟合 Weibull 模型并计算该模型中的参数η和λ（Ulrich et al., 2018; Ulrich et al., 2022）。Weibull 模型中的参数η表示模型拟合曲线的形状，与 Gambin 模型中的α值具有相同的生态学意义，η值越小，SAD 曲线的偏斜度增加，当η=2 时，被认为更接近对数正态分布，当η=1 时，接近对数级数分布。Weibull 模型中的参数λ表示物种多度的变化尺度范围，λ值越大，表示群落中物种多度的差异程度越大，可以衡量一个群落中物种多度的变化范围。当前，Weibull 模型中的这两个参数可以作为模拟物种多度分布模型的通用工具，对于不同植物群落的物种多度分布形状有很好的拟合能力（Ulrich et al., 2018; Ulrich et al., 2022）。

为了使模型的拟合结果更加准确，物种数应高于 10 种，因此，我们将样方中物种数低于 10 种的样方没有包含到最后的分析中（Ulrich & Gotelli, 2010）。最终，27 个样方的数据满足分析要求。

为分析 SAD 形状与海拔高度之间的关系，该研究利用线性回归模型，分析了包含所有样方时的α值、η和λ值分别与海拔高度之间的关系。为分析不同森林植被类型中海拔对 SAD 形状的影响，我们针对含有至少 6 个样方的常绿针叶林、常绿与落叶阔叶混交林以及落叶阔叶林，利用线性回归模型分别分析了不同植被类型中物种多度分布模型的各参数（α、η和λ值）与海拔之间的关系。

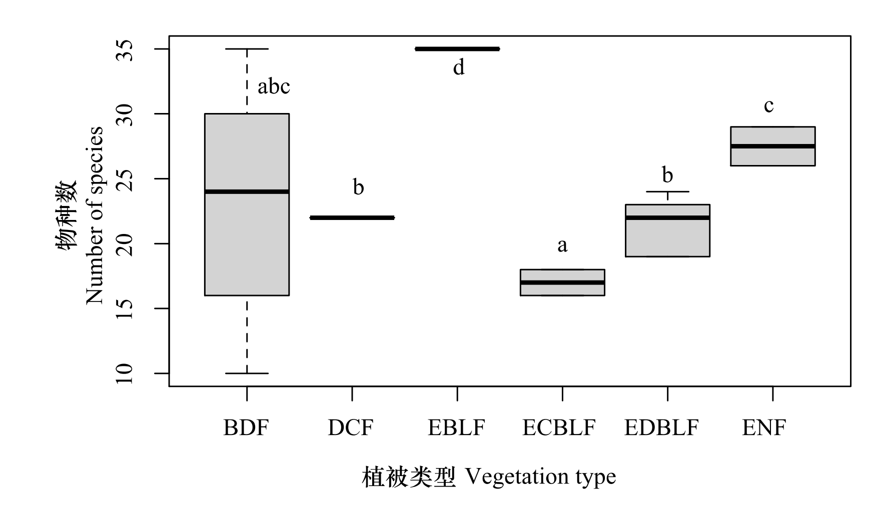
该研究中的所有分析均在 R 软件（R Core Team, 2022）中进行。

2 结果与分析

2.1 植被类型和物种组成情况

通过对安吉小鲵国家级自然保护区内的主要森林植被进行调查，共发现木本植物 166 种，其中不同植被类型中，物种数最丰富的为常绿阔叶林，其次为常绿针叶林、常绿与落叶阔叶混交林、常绿针叶与落叶混交林等（图 1）。

ChinaXiv:202308.00246v1



BDF. 落叶阔叶林；**ENF.** 常绿针叶林；**EDBLF.** 常绿与落叶阔叶混交林；**ECBLF.** 常绿针叶与阔叶混交林；**EBLF.** 常绿阔叶林；**DCF.** 落叶针叶林。植被类型间具有不同的小写字母时表示物种数具有显著差异（P<0.05）。

BDF. Broad-leaved deciduous forest; **ENF**. Evergreen coniferous forest; **EDBLF.** Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest; **ECBLF**. Evergreen mixed coniferous and broad-leaved forest; **EBLF**. Evergreen broad-leaved forest; **DCF**. Deciduous coniferous forest. Different lowercase letters among vegetation types indicate significant differences in the number of species (P<0.05).

图 1 不同植被类型中的物种数

Fig. 1 The number of species in different vegetation types

2.2 不同植被类型的物种多度分布模型

通过对不同样方中的物种多度分布拟合对数级数模型和对数正态模型，几乎所有的样方中的物种多度分布曲线能更好的拟合对数级数模型，仅常绿针叶林中的 1 个样方能更好的拟合对数正态分布模型（表 1）。

表 1 不同森林植被类型中设置的样方数量及物种多度分布的最优拟合模型为对数级数模型或对数正态模型的样方数

Table 1 The number of plots in different forest types and the number of SADs fitted to lognormal model or logseries model

植被类型 Vegetation type	样方数 Number of Plot	海拔范围 Range of elevation（m）	对数级数模型 Logseries model	对数正态模型 Lognormal model
落叶阔叶林 Broadleaved deciduous forest	12	649~1 450	12	0
常绿针叶林 Evergreen coniferous forest	6	618~1 483	5	1
常绿与落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest	5	656~848	5	0
常绿针叶与阔叶混交林 Evergreen mixed coniferous and broad-leaved forest	2	675~717	2	0
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	1	753	1	0
落叶针叶林 Deciduous coniferous forest	1	639	1	0

2.3 物种多度分布模型与海拔的关系

Gambin 模型中的α参数和 Weibull 模型中的η参数均反映物种多度分布曲线的形状，在该研究中α和η值之间存在显著的相关性（图 2,：R^2=0.372，P<0.001），表明两个模型中的参数在反映物种多度曲线形状的变化上具有一致性。

当包含所有样方时，反映物种多度分布曲线形状的 Gambin 模型的α值（图 3A：R^2=0.005，P>0.05）和 Weibull 模型的η值（图 3B：R^2=0.025，P>0.05）与海拔高度之间无显著的相关性，而反映物种多度分布差异程度的 Weibull 模型的值与海拔高度之间存在显著的正相关关系（图 3C：R^2=0.14，P=0.05）。

ChinaXiv:202308.00246v1

ChinaXiv:202308.00246v1

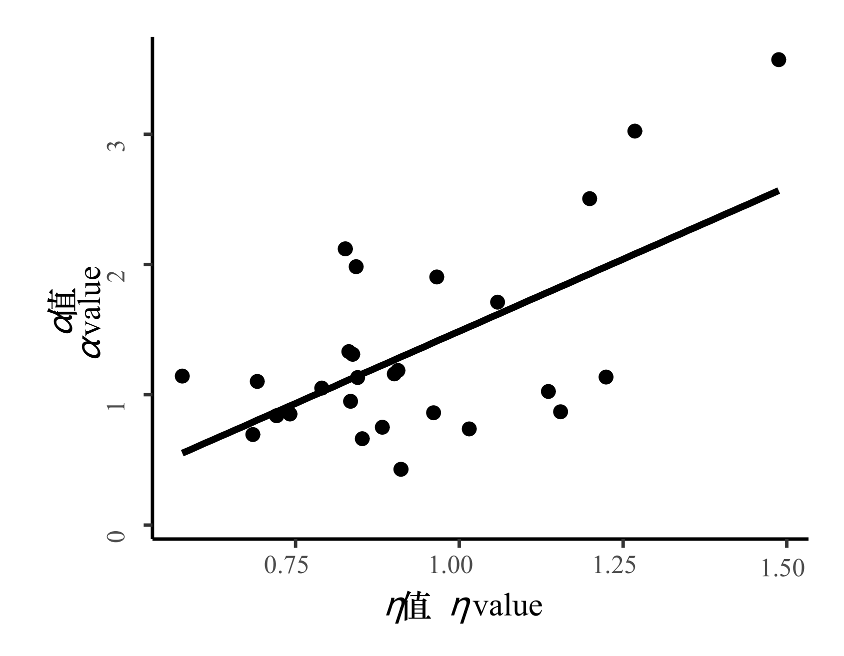


图 2 Gambin 模型中α值和 Weibull 模型中的η值间的线性关系

Fig. 2 The linear relationship between Gambin's α and Weibull's η value

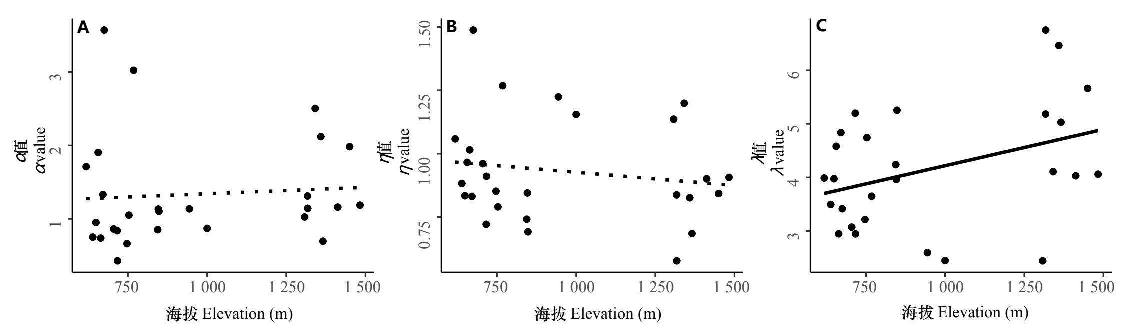


图 3 Gambin 模型的参数α（**A**）、Weibull 模型的参数η（**B**）和λ（**C**）值与海拔之间的线性关系

Fig. 3 Relationships between altitude and Gambin's α (**A**), Weibull's η (**B**) and Weibull's λ (**C**) value.

不同植被类型中，常绿针叶林的物种多度分布的形状（α和η）与海拔之间无显著的相关性。常绿与落叶阔叶混交林中，α值与海拔高度之间具有显著的负相关关系；海拔高度与η值间同样具有负相关关系，且具有较高的解释度（表 2）。对于落叶阔叶林，λ值与海拔高度之间具有显著的正相关关系，而α值和η值与海拔高度之间均无显著相关性（表 2）。

表 2　不同植被类型中 Gambin 模型参数α值、Weibull 模型参数η和λ值与海拔之间线性关系模型的结果

Table 2 Results of linear relationship between Gambin's α, Weibull's η and λ value and altitude in different vegetation types

	估计值 Estimated value	标准差 Stardard error	t-值 t-value	R^2 值 R^2 value
常绿针叶林 Evergreen coniferous forest				
α	0.001	0.001	0.735	0.118

η	0.001	0.001	-0.038	0.001
λ	0.001	0.001	1.880	0.469
常绿与落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest				
α	-0.003	0.001	-2.644	0.699*
η	-0.001	0.001	-1.952	0.559*
λ	-0.001	0.003	-0.397	0.050
落叶阔叶林 Broad-leaved deciduous forest				
α	0.001	0.001	0.290	0.008
η	-0.001	0.001	-1.089	0.106
λ	0.002	0.001	1.755	0.235*

注：$^{*}P \leqslant 0.10$; $^{**}P \leqslant 0.0$。

Note: $^{*}P \leqslant 0.10$; $^{**}P \leqslant 0.01$.

3 讨论与结论

3.1 对数级数模型和对数正态模型对森林群落 SAD 的拟合

通过对安吉小鲵国家级自然保护区中森林群落物种多度分布（SAD）分别进行对数级数和对数正态模型的拟合，结果发现，对数级数模型比对数正态模型能更好的拟合各样方中的 SAD（表 1）。另外，该研究也发现，Weibull 模型中的值η均小于 2，也说明了样方中的 SAD 能更好的拟合对数级数分布。Ulrich 等（2016b）在全球尺度上针对旱地植物群落，对数正态模型能更好的拟合旱地植物群落的物种多度，表明对数生态模型与年降水量少、干旱度高和气候变异性高等环境不稳定的群落 SAD 相关。同时，Ulrich 等（2022）在草地上的研究发现，对数正态模型在极端的干旱环境下普遍适用，而对数级数模型适用于土壤肥沃、水分充足的具有高物种丰富度的群落。不同于旱地植物群落的研究结果（Whittaker, 1965），在热带和温带森林的研究中，大量的研究也发现对数级数模型比对数正态模型能更好的拟合森林群落的 SAD（Morlon et al., 2009; Ulrich et al., 2016a）。Wu 等（2018）在亚热带次生林中也发现在不同尺度上对数级数模型可以较好的拟合 SAD。该研究结果也显示对数级数模型能更好的拟和北亚热带区域中各植被类型的 SAD。上述结果说明对数级数模型对于森林各植被类型更加适用。另外，对数级数模型也反映研究森林群落中存在大量的偶见种和少量的常见种（Preston, 1948），与已有研究发现亚热带地区的森林群落中能够维持较多的偶见种的结论相一致（祝燕等，2008）。

3.2 森林群落 SAD 形状与海拔高度之间的关系

虽然研究区域的森林群落中对数级数模型对 SAD 均具有更好的拟合效果，但是受气候条件、生境异质性等因子的影响，随着环境梯度的变化，SAD 形状可能会存在连续变化（Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017; Ulrich et al., 2018）。已有研究发现，海拔和生境异质性（Arellano et al., 2017）、气候和土壤因子（Matthews et al., 2019; Ulrich et al., 2022）、地形和景观（Matthews et al., 2017; Ibanez et al., 2020）等环境因子以及干扰历史（Matthews & Whittaker, 2015）等均会显著影响 SAD 的形状。例如，随着海拔梯度的变化，森林群落的 SAD 由接近对数级数模型的形状逐渐变为接近对数正态模型，即曲线的偏斜度降低（Arellano et al., 2017）。而在该研究中，当包含所有的样方时，并没有发现 SAD 的形状与海拔梯度之间的变化关系，但是反映群落内物种多度变化尺度范围的λ值随海拔高度的增加而增加。该结果说明随着海拔梯度的增加，物种在多度水平上对环境的响应，即随着海拔高度的增加，适应于高海拔的物种个体相对多度显著增加，

ChinaXiv:202308.00246v1

ChinaXiv:202308.00246v1

而不适应于高海拔的物种的相对多度降低。Arellano 等（2014）在热带森林中发现，在海拔梯度上群落中常见种的比例与物种库的大小密切相关，与植被类型等无关。但该研究中针对不同的森林类型时，对于常绿与落叶阔叶混交林群落，随着海拔梯度的增加，α值和η值均减少（表 2），该结果说明随海拔高度的增加，常见种的比例减少，偶见种的比例增加。该结果的产生可能是由于随海拔高度的增加，常绿阔叶树种逐渐不适应于高海拔的生境，成为偶见种。此外，对于该研究区中主要分布的落叶阔叶林，我们发现随着海拔梯度的增加，α值和λ值增加（偏向于对数正态分布），说明随着海拔高度的增加，群落内物种的个体多度分布更加均匀，即常见种的比例增加（表 2），该结果表明落叶阔叶林随着海拔梯度的增加，群落将变得更为稳定。

3.3 森林植被的保护和管理

该研究同时结合物种丰富度和物种多度的信息，利用物种多度分布模型，发现亚热带安吉小鲵国家级自然保护区中的森林群落 SAD 主要符合对数级数模型的预测，说明此区域中森林群落中的物种主要以偶见种（个体多度相对较少）为主，暗示我们在该森林的保护和管理，不能仅通过抚育、间伐等方式维持森林中的常见种或优势种，更应该关注偶见种。另外，针对不同 SAD 的形状和尺度变化，海拔高度会显著影响 SAD 的尺度变化，并且对于不同的植被类型，海拔高度对 SAD 形状的变化影响不同。因此，针对不同的植被类型在不同的海拔梯度上应采取不同的保护管理措施。例如，对于物种较为丰富的森林群落，如落叶与常绿阔叶混交林，随海拔高度增加，α值和η值均减少，说明其偶见种比例增加，因此高海拔地区的混交林更应该得到保护；而对于落叶阔叶林，随海拔高度的增加，α值和λ值增加，说明低海拔分布的落叶阔叶林中包含有更多的偶见种，则应重点关注低海拔区域的群落。基于上述结果可以看出，利用 SAD 形状的变化，能更深入的分析物种丰富度和多度等多维度多样性对环境因子的响应。相较于仅考虑物种丰富度或物种多度，能够提供群落结构更多的信息，有助于森林群落多样性现状、变化规律、森林的管理等研究和决策。

致谢

感谢浙江理工大学的吴莹和赵馨玉等、中国计量大学的郑磊、浙江大学的毛志斌和尤镁等人参与野外调查工作，温州大学的龙丹在论文修改过程中提供帮助以及丁炳扬教授帮助疑难物种的鉴定和参与部分野外工作。

参考文献

ARELLANO G, CAYOLA L, LOZA I, et al., 2014. Commonness patterns and the size of the species pool along a tropical elevational gradient: Insights using a new quantitative tool[J]. Ecography, 37(6): 536-543.

ARELLANO G, UMAÑA MN, MACÍA MJ, et al., 2017. The role of niche overlap, environmental heterogeneity, landscape roughness and productivity in shaping species abundance distributions along the amazon–andes gradient[J]. Global Ecol Biogeogr, 26(2): 191-202.

BAZZAZ FA, 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern illinois[J]. Ecology, 56(2): 485-488.

BURNHAM KP, ANDERSON DR, 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information theoretic approach[M]. Springer.

CHEN JJ, MI XC, MA KP, et al., 2011. Responses of species–abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest[J]. Biodivers Sci, 19(2): 168-177. [程佳佳, 米湘成, 马克平, 等, 2011. 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应[J]. 生物多样性, 19(2): 168-177.]
CHISHOLM RA, PACALA SW, 2010. Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 107(36): 15821-15825.
FISHER R, CORBET A, WILLIAMS C, 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample from an animal population[J]. J Anim Ecol, 12: 42-58.
GUO K, FANG JY, WANG GH, et al., 2020. A revised scheme of vegetation classification system of China[J]. Chin J Plant Ecol, 44(2): 111-127. [郭柯, 方精云, 王国宏, 等, 2020. 中国植被分类系统修订方案[J]. 植物生态学报, 44(2): 111-127.]
GUO YD, ZHANG HR, LU J, et al., 2021. Species abundance distribution of spruce-fir broad-leaved tree species mixed forest in northern slope of Changbai mountain in China[J]. Scientia Silvae Sinicae, 57(5): 93-107. [郭跃东, 张会儒, 卢军, 等, 2021. 长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局[J]. 林业科学, 57(5): 93-107.]
LIU JL ， YU MJ, 2019. Community assembly processes in fragmented forests and its testing methods[J]. Chin J Plant Ecol, 43(11): 929-945. [刘金亮, 于明坚, 2019. 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法[J]. 植物生态学报, 43(11): 929-945.]
IBANEZ T, KEPPEL G, BAIDER C, et al., 2020. Tropical cyclones and island area shape species abundance distributions of local tree communities[J]. Oikos, 129(12): 1856-1866.
MAGURRAN AE, 2005. Species abundance distribution: Pattern or process[J]. Funct Ecol, 19: 117-181.
MATTHEWS TJ, BORGES PAV, DE AZEVEDO EB, et al., 2017. A biogeographical perspective on species abundance distributions: Recent advances and opportunities for future research[J]. J Biogeogr, 44(8): 1705-1710.
MATTHEWS TJ, BORREGAARD MK, GILLESPIE CS, et al., 2019. Extension of the gambin model to multimodal species abundance distributions[J]. Methods Ecol Evol, 10(3): 432-437.
MATTHEWS TJ, BORREGAARD MK, UGLAND KI, et al., 2014. The gambin model provides a superior fit to species abundance distributions with a single free parameter: Evidence, implementation and interpretation[J]. Ecography, 37(10): 1002-1011.
MATTHEWS TJ, SADLER JP, KUBOTA Y, et al., 2019. Systematic variation in north american tree species abundance distributions along macroecological climatic gradients[J]. Glob Ecol Biogeogr, 28(5): 601-611.
MATTHEWS TJ, WHITTAKER RJ, 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: Recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives[J]. Ecol Evol, 4(11): 2263-2277.
MATTHEWS TJ, WHITTAKER RJ, 2015. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management[J]. J Appl Ecol, 52(2): 443-454.
MCGILL BJ, ETIENNE RS, GRAY JS, et al., 2007. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework[J]. Ecol Lett, 10(10): 995-1015.

ChinaXiv:202308.00246v1

ChinaXiv合作期刊

MORLON H, WHITE EP, ETIENNE RS, et al., 2009. Taking species abundance distributions beyond individuals[J]. Ecol Lett, 12(6): 488-501.
PRESTON FW, 1948. The commonness and rarity of species[J]. Ecology, 29: 254-283.
R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
SUKHANOV VV, 1991. Lognormal species abundance distribution - estimation of parameters[J]. Zool Zh, 70(3): 157-160.
UGLAND KI, LAMBSHEAD FJD, MCGILL B, et al., 2007. Modelling dimensionality in species abundance distributions: Description and evaluation of the gambin model[J]. Evol Ecol Res, 9(2): 313-324.
ULRICH W, GOTELLI NJ, 2010. Null model analysis of species associations using abundance data[J]. Ecology, 91(11): 3384-3397.
ULRICH W, KUSUMOTO B, SHIONO T, et al., 2016a. Climatic and geographic correlates of global forest tree species-abundance distributions and community evenness[J]. J Veg Sci, 27(2): 295-305.
ULRICH W, MATTHEWS TJ, BIURRUN I, et al., 2022. Environmental drivers and spatial scaling of species abundance distributions in palaearctic grassland vegetation[J]. Ecology, 103: e3725.
ULRICH W, NAKADAI R, MATTHEWS TJ, et al., 2018. The two-parameter weibull distribution as a universal tool to model the variation in species relative abundances[J]. Ecol Complex, 36: 110-116.
ULRICH W, OLLIK M, UGLAND KI, 2010. A meta-analysis of species-abundance distributions[J]. Oikos, 119(7): 1149-1155.
ULRICH W, SOLIVERES S, THOMAS AD, et al., 2016b. Environmental correlates of species rank - abundance distributions in global drylands[J]. Perspect Plant Ecol, 20: 56-64.
VELLEND M, 2016. The theory of ecological communities[M]. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
WANG XZ, ELLWOOD MDF, AI DXC, et al., 2018. Species abundance distributions as a proxy for the niche-neutrality continuum[J]. J Plant Ecol, 11(3): 445-452.
WHITTAKER RH, 1965. Dominance and diversity in land plant communities-numerical relations of species express importance of competition in community function and evolution[J]. Science, 147: 250-260.
WHITTAKER RJ, FERNANDEZ-PALACIOS JM, MATTHEWS TJ, et al., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories[J]. Science, 357(6354): eaam8326.
WU A, DENG X, HE H, et al., 2019. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests[J]. Ecol Evol, 9(9): 5338-5347.
XU J, WEI XL, WANG J, 2014. Intraspecific and interspecific competition of dominant species in a deciduous, broadleaf forest of Longwang Mountain[J]. Journal of Zhejiang A＆F University, 31(6): 868-876.[徐建，韦新良，王敬，等, 2014. 龙王山落叶阔叶林优势树种的种内种间竞争[J]. 浙江农林大学学报, 31(6): 868-876.]
ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al. 2008. community composition and structure of gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China[J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 262-273.[祝燕，赵谷风，张俪文，等, 2008. 古田山

ChinaXiv:202308.00246v1

中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构[J]. 植物生态学报, 32(2): 262-273.]

ChinaXiv:202308.00246v1

附录

附表 1 安吉小鲵国家级自然保护区内 28 个森林样地的植被类型信息

Table S1 Vegetation type information of 28 forest sample plots in *Hynobius amjiensis* National Nature Reserve

样地编号	植被型	植被亚型	群系组	群系	海拔 (m)
LWS15	常绿阔叶林	典型常绿阔叶林	青冈类常绿阔叶林	小叶青冈-褐叶青冈林	753
LWS10	常绿与落叶阔叶混交林	亚热带山地常绿与落叶阔叶混交林	华桑常绿落叶阔叶混交林	华桑-紫楠-紫弹树林	671
LWS11	常绿与落叶阔叶混交林	亚热带山地常绿与落叶阔叶混交林	青冈类常绿落叶阔叶混交林	小叶青冈-青钱柳林	656
LWS24	常绿与落叶阔叶混交林	亚热带山地常绿与落叶阔叶混交林	青冈类常绿与落叶阔叶混交林	小叶青冈-青钱柳林	844
LWS25	常绿与落叶阔叶混交林	亚热带山地常绿与落叶阔叶混交林	青冈类常绿与落叶阔叶混交林	小叶青冈-缺萼枫香林	848
LWS26	常绿与落叶阔叶混交林	亚热带山地常绿与落叶阔叶混交林	青冈类常绿与落叶阔叶混交林	小叶青冈-山柿林	846
LWS06	常绿针叶林	暖性常绿针叶林	杉木暖性常绿针叶林	杉木林	618
LWS07	常绿针叶林	暖性常绿针叶林	杉木暖性常绿针叶林	杉木林	664
LWS09	常绿针叶林	暖性常绿针叶林	杉木暖性常绿针叶林	杉木林	747
LWS04	常绿针叶林	温性常绿针叶林	黄山松温性常绿针叶林	黄山松林	1483
LWS17	常绿针叶林	温性常绿针叶林	黄山松温性常绿针叶林	黄山松林	1412
LWS18	常绿针叶林	温性常绿针叶林	黄山松温性常绿针叶林	黄山松林	1341
LWS13	常绿针叶与阔叶混交林	暖性常绿针叶与阔叶混交林	杉木暖性针阔混交林	杉木-檫木-柳杉林	717
LWS12	常绿针叶与阔叶混交林	暖性常绿针叶与阔叶混交林	杉木暖性针叶与阔叶混交林	臭椿-杉木林	675
LWS08	常绿针叶与落叶阔叶混交林	暖性常绿针叶与落叶阔叶混交林	柳杉暖性针阔混交林	柳杉-檫木林	718
LWS16	落叶阔叶林	暖性落叶阔叶林	栎类落叶阔叶林	短柄枹林	716
LWS05	落叶阔叶林	暖性落叶阔叶林	青钱柳落叶阔叶林	青钱柳林	649
LWS14	落叶阔叶林	暖性落叶阔叶林	山合欢落叶阔叶林	山合欢-杉木林	705
LWS27	落叶阔叶林	暖性落叶阔叶林	银缕梅落叶阔叶林	银缕梅-紫弹树林	768
LWS22	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	鹅掌楸落叶阔叶林	鹅掌楸林	1000
LWS20	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	花楸类落叶阔叶林	水榆花楸林	1317
LWS21	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	花楸类落叶阔叶林	水榆花楸林	1366
LWS28	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	华桑落叶阔叶林	华桑-臭椿-连香树林	944
LWS02	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	梨类落叶阔叶林	杜梨-四照花林	1308
LWS03	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	栎类落叶阔叶林	黄山栎-毛	1450

ChinaXiv:202308.00246v1

ChinaXiv合作期刊

				山荆子林	
LWS19	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	栎类落叶阔叶林	锐齿槲栎林	1317
LWS01	落叶阔叶林	温性落叶阔叶林	栎类落叶阔叶林	锐齿槲栎-小叶白辛树林	1359
LWS23	落叶针叶林	暖性落叶针叶林	金钱松暖性落叶针叶林	金钱松林	639

ChinaXiv:202308.00246v1